遮阴对 3 种木兰科幼苗生长和光合特性的影响[1]

刘金炽，招礼军*，朱栗琼

（广西大学 林学院 广西森林生态与保育重点实验室，南宁 530004）

摘要：为探讨观光木、山白兰和灰木莲 3 种木兰科植物对不同光环境的光合适应机制，该文以其幼苗为材料，设置透光率分别为 100% NS、72. 3% NS、48. 6% NS、24. 9% NS 的 4 种光照处理，测定其光合特性参数、生物量分配比例、叶绿素含量等数据，研究不同遮阴处理对其生长和光合作用的影响。结果表明：（1）过强或过弱的光照环境限制了幼苗株高及地径的生长，与全光照相比，72. 3% NS 有利于幼苗的形态生长。（2）随着遮阴程度的增加，观光木、山白兰和灰木莲幼苗的最大光合速率、光补偿点、光饱和点、暗呼吸速率、蒸腾速率逐渐降低，叶绿素含量增加，水分利用效率先升后降。（3）随着光强的减弱，观光木和山白兰地上部分的生物量积累增加，而灰木莲的根生物量积累增加。（4）观光木的比叶面积随着遮阴程度的增加而先增后减；灰木莲的比叶面积显著减小；山白兰的比叶面积差异不显著；观光木、山白兰和灰木莲对低光环境响应和适应的差异主要表现在生物量分配比例及叶的形态特征上。综上结果显示，72. 3% NS 最有利于幼苗的生长，观光木、山白兰和灰木莲在遮阴条件下可以通过降低 P_{max}、LSP、LCP、R_d、T_r，增加叶绿素含量，适当调整生物量分配比例来增大光合能力。在中度遮阴时增加水分利用效率、株高、地径来增大光合能力。

关键词：木兰科，遮阴，生长特性，光合特性

中图分类号：Q945. 11　　　　文献标识码：A

Effects of shading on growth and photosynthetic characteristics of three Magnoliaceae seedlings

LIU Jinchi, ZHAO Lijun*, ZHU Liqiong

(*Forestry college of Guangxi University*, *Guangxi key laboratory of forest ecology and conservation*, Nanning 530004)

Abstract: In order to explore the light intensity adaptation of three Magnoliaceae species, including *Tsoongiodendron odorum*, *Michelia alba* and *Manglietia glauca* to different light conditions, the seedlings were grown under four light regimes (100%, 72. 3%, 48. 6%, 24. 9% of natural sunlight). The photosynthetic characteristic parameters, biomass distribution ratio and chlorophyll content were measured. In addition, the effects of light intensity on seedling photosynthetic efficiency and their growth were analyzed. The results were as follows: (1) Seedlings vertical and diametral growth was seriously inhibited under either excessive shadings or excessive sunlight. 72. 3% of natural sunlight was found to be optimal for seedling growth. (2) With a decreasing light intensity, maximum photosynthetic rate (P_{max}), light compensation point (*LCP*), light saturation point (*LSP*), respiration rate (R_d), and transpiration rate (T_r) of *Tsoongiodendron odorum*, *Michelia alba* and *Manglietia glauca* decreased. Chlorophyll content increased, while the water use efficiency reached its highest value under moderate shade treatment, but lowest under severe shade conditions. (3) Under low light conditions, the aboveground biomass fraction of *Tsoongiodendron odorum* and *Michelia alba* increased, while the belowground biomass of *Manglietia glauca* was increased. (4) With a decreasing light intensity, the specific leaf area (*SLA*) of *Tsoongiodendron odorum* increased firstly and then decreased, *Manglietia glauca SLA* decreased significantly, those of *Michelia alba* was not significantly different. The results suggest that the differences of response and adaptation of *Tsoongiodendron odorum*, *Michelia alba* and *Manglietia glauca* to low light environment were mainly observed in aboveground/belowground biomass distribution ratio and the morphological characteristics of leaves. *Tsoongiodendron odorum*, *Michelia alba* and *Manglietia glauca* may increase their photosynthetic capacity by increasing chlorophyll content, reducing P_{max}、*LSP*、*LCP*、R_d、T_r, adjusting the aboveground/belowground biomass distribution ratio appropriately under shade condition. 72. 3% of natural sunlight was found to be optimal for seedling growth, the differences of response and adaptation of *T soongiodendron odorum*, *Michelia alba* and *Manglietia glauca* to low light environment were mainly observed in abo veground/belowground biomass distribution ratio and the morphological characteristics of leaves.

Key words: Magnoliaceae, shading, growth characteristics, photosynthetic characteristics

---

收稿日期：2020-01-09

基金项目：国家自然科学基金（31560061）；广西创新驱动发展专项（科技重大专项）基金（AA17204058-11）[Supported by National Natural Science Foundation of China (31560061); Fund for Innovation Driven Development in Guangxi(Major Science and Technology Projects)(AA17204058-11)]。

作者简介：刘金炽(1994 -)，女，广西南宁人，硕士研究生，学生，主要从事森林生态研究，（E - mail）843757568@qq. com。

***通信作者：**招礼军，博士，教授，主要从事森林生态与植物生理生态研究，（E - mail）Zhlj-70@163. com。

绝大多数木兰科（Magnoliaceae）植物是常绿乔木，其树种材质优良，树冠美观，花香宜人，是列入国家重点保护的珍贵树种，具有极高的园林绿化、用材等价值（冯祥麟等，2015）。在木兰科植物的人工培育过程中发现，光照对木兰科植物的生长发育具有重要的影响，一部分木兰科植物喜光，一部分木兰科植物的生长需要一定的荫蔽条件。部分木兰科植物如火力楠（*Michelia macclurei*）等适合在较高光强的环境下生长（孙谷畴等，2004）。而高光强会抑制乐东拟单性木兰（*Parakmeria lotungensis*）的光合作用（刘璐等，2015）；云南拟单性木兰（*Parakmeria yunnanensis*）对荫蔽环境有一定的适应及调控能力（韦鹏飞等，2017）。

光照是植物生长必备的环境资源及重要限制因子，植物对光的捕获和利用能力对其生长及其重要（魏巍等，2017）。自然条件下，植物的生命周期都会经历不同强度的光照，过弱的光强会制约植物的生长发育，每种植物都存在限制其生存的弱光逆境（Okada & Katoh，1998）。在一定的光强环境范围内，植物会做出形态结构以及生理生态特性的调整，来适应异质的光环境（徐飞等，2010）。研究表明，遮阴影响植物的生物量分配、叶绿素含量、光合特性等（吕程瑜和刘艳红，2018）。关于植物形态结构及生理特性与环境适应的关系一直是生态学研究的热点。杨莹等研究了遮阴对麻栎和化香幼苗的成活率、光合特性和生物量分配的影响，阐述了化香幼苗具有较高的生长潜力和较弱的自我保护能力，而麻栎幼苗能够维持低光碳平衡，具有竞争优势（杨莹等，2010）。代大川等研究遮阴下桢楠幼苗的生长状况和光合生理特性，探讨了适宜桢楠幼苗生长的最佳光照条件（代大川等，2020）。刘柿良等研究遮阴对桤木幼苗的生长、光合特性以及生物量积累与分配的影响，探讨低光环境中幼苗维持自身碳平衡的生长策略和适应机制（刘柿良等，2013）。不同植物对光照有不同的需求及适应性，在不同的遮阴条件下做出的适应策略也不尽相同，这为植株种植环境的选择提供重要的科学依据（唐星林等，2019）。如何合理地给木兰科植物生长提供理想的光环境，以促进其成林成材，是木兰科植物人工培育及管理的关键问题。借鉴前人的经验，该试验以较具有代表性的观光木、山白兰和灰木莲 3 种木兰科幼苗为对象，探究遮阴对其生长和光合特性的影响，了解这 3 种木兰科植物对光照强度的需求及适应机制，为其繁殖培育、种质资源保护及养护管理等提供理论依据。

1. 材料与方法

1.1 试验地概况

该试验地点是广西大学林学院苗圃，位于南宁市西北郊（108°17′ E，22°51′ N），海拔 78 m，属带海洋性的亚热带季风气候。年平均气温为 21.6 ℃，冬季最冷的 1 月平均气温为 12.8 ℃，夏季最热的 7、8 月平均气温为 28.2 ℃，极端最低气温为- 2.1 ℃，极端最高气温为 40.4 ℃。

1.2 试验材料与试验设计

该试验材料为 2017 年 2 月购于广西国有高峰林场的观光木、山白兰和灰木莲 3 种木兰科植物幼苗，幼苗栽种于高 30 cm，直径 15 cm 的塑料盆中，置于广西大学林学院苗圃温室大棚内培养，栽培土为森林表层土。实验前测定土壤的 pH 为 6.54，有机质含量为 23.08 $g\cdot kg^{-1}$，全氮为 1.69 $g\cdot kg^{-1}$，全磷为 0.71 $g\cdot kg^{-1}$，全钾为 7.86 $g\cdot kg^{-1}$。3 月份将观光木[株高（29.0 ± 0.8） cm，地径（5.5 ± 0.3） mm]、山白兰[株高（32.0 ± 0.7） cm，地径（6.5 ± 0.5） mm]和灰木莲[株高（34.0 ± 0.7） cm，地径（6.3 ± 0.5） mm]幼苗用黑色遮光网进行遮阴处理，透光率分别为 100% NS（Natural sunlight）、72. 3% NS、48. 6% NS、24. 9% NS（分别用 CK、L1、L2、L3 表示），每种处理共 30 盆植株，试验期间定期进行水肥供应。

1.3 测定指标与方法

1.3.1 光响应曲线及叶片气体交换参数的测定

光响应曲线采用美国 CI-340 便携式光合测定系统测定。分别在每个处理中随机选择三盆植株，在植物净光合速率最活跃的时间段（上午 9：00—12：00）进行测定。设置光合有效辐射（*PAR*）强度梯度为 1 400、1 200、1 000、800、600、400、300、200、150、100、50、25、10、5、0 $\mu mol\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$。从光响应拟合曲线可以得知最大净光合速率（$P_{max}$）、光补偿点（*LCP*）、光饱和点（*LSP*）、暗呼吸速率（R_d）等反应植物光合特性的参数。叶片气体交换参数指标是采用美国 CI-340 便携式光合测定系统，对 3 种木兰科幼苗叶片进行活体测定的。2017 年 9 月，选择连续晴朗的三天，于上午 9：00—12：00，在自然光照条件下分别测定叶片净光合速率（P_n）、蒸腾速率（T_r）、水分利用效率（*WUE*）等。

1.3.2 叶绿素含量的测定

该研究采用丙酮法（张志良和瞿伟菁，2003）测定叶绿素含量。2017 年 9 月采取新鲜的叶片（每个处理取 3 株长势良好的植物），剪去粗大的叶脉并剪成碎块，称取 0.5 g 碎叶片，加入纯丙酮 5 mL 及少许碳酸钙和石英砂，将叶片研磨成匀浆，再用 5 mL 80%丙酮将匀浆洗入离心管中，离心，取上清液，用 80%丙酮定容至 20 mL，摇匀后，取 1 mL 提取液，加 80%丙酮 4 mL 稀释，用 722 s 可见分光光度计分别于 663 nm 和 645 nm 波长下测定其吸光度值，并计算出叶绿素 *a*、叶绿素 *b*、叶绿素总量（*a* + *b*）及叶绿素 *a* / *b* 的含量，计算方法如下所示。

叶绿素 a 浓度 C_a（mg·L^{-1}）=13.95A_{663} - 6.88A_{645};

叶绿素 b 浓度 C_b（mg·L^{-1}）=24.96A_{645} - 7.32A_{633};

叶绿素（$a+b$）浓度 C_{a+b}（mg·L^{-1}）=C_a+C_b;

相应色素的含量 T_i（mg·g^{-1}）=（$C_i \times V \times d$）/ m。

式中，C_i 表示相应色素的浓度；V 表示提取液体积；d 表示稀释倍数；m 表示样品鲜重。

1.3.3 生物量分配指标的测定

2017 年 9 月采样，每个处理取 3 株长势良好的植物，将植物幼苗连根小心从土中挖出，清洗干净后，用滤纸吸干表面的水珠，用枝剪将幼苗分根、茎、叶三部分。用电子天平分别称量鲜重后，在 100 ℃下杀青，在 85 ℃下连续烘干 24 小时至恒温后称其干重。相应参数的计算方法如下：

（1）叶重比（Leaf biomass ratio , LBR）：$LBR = M_L / M$;

（2）根重比（Root biomass ratio , RBR）：$RBR = M_R / M$;

（3）茎重比（Stem biomass ratio , SBR）：$SBR = M_S / M$;

（4）根冠比（Root / shoot ratio , R/S R）：$R/S\ R = M_R / M_{S+L}$。

式中，M 表示植株总生物量（干重）；M_L 表示叶生物量（干重）；M_R 表示根生物量（干重）；M_S 表示茎生物量（干重）；M_{S+L} 表示茎、叶生物量（干重）。下同。

1.3.4 主要形态特征的测定

开始做遮阴处理时，对观光木、山白兰和灰木莲的株高和地茎进行初次测定，株高使用卷尺（精度 0.1 cm）测定，地茎使用游标卡尺（精度 0.01 cm）测定。9 月，对 3 种木兰科植物进行第二次测定。计算出在不同遮阴处理下 3 种木兰科植物幼苗的株高及地茎的净增长量。

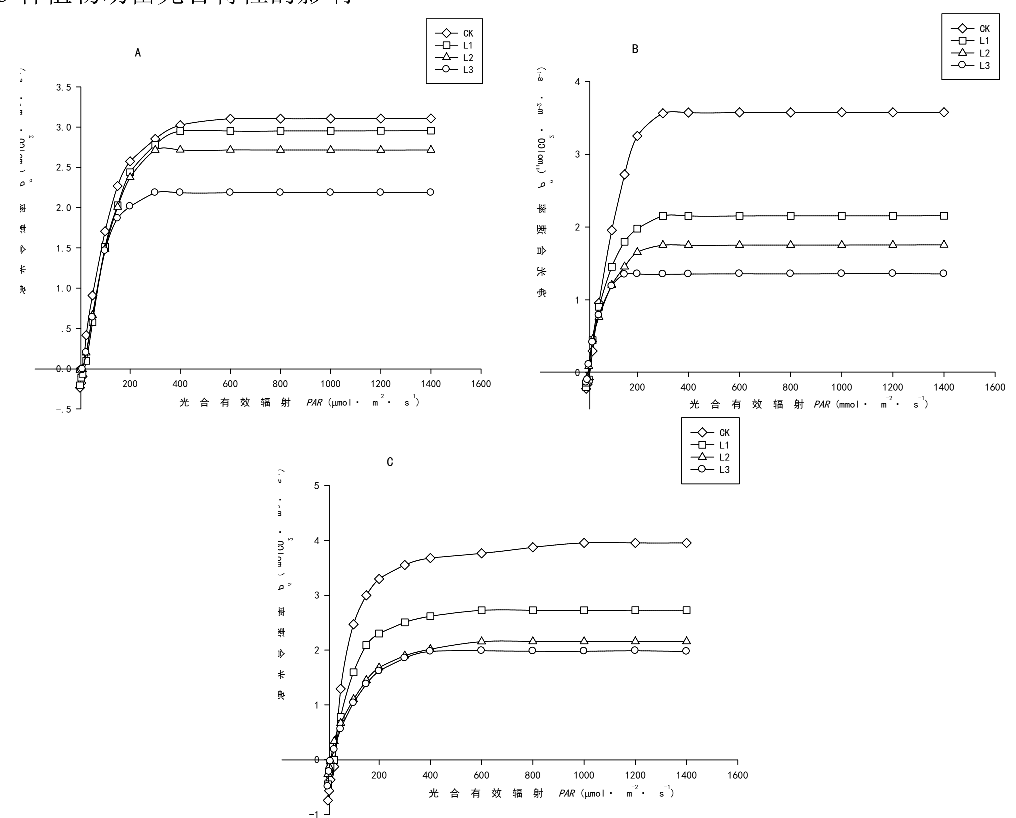
采用 CI210 激光叶面积仪（美国 CID 公司）测定每株幼苗的总叶面积，并计算出比叶面积（Specific leaf area , SLA）。$SLA = S_L / M_L$。式中，S_L 表示叶面积。

1.4 数据分析

运用 Excel 2013 整理数据，SigmaPlot 10.0 作图，SPSS 19.0 进行方差分析。

2. 结果与分析

2.1 遮阴对 3 种植物幼苗光合特性的影响



A. 观光木；B. 山白兰；C. 灰木莲。

CK、L1、L2、L3 分别为 100%、72.3%、48.6%、24.9%全光照。下同。
A. *Tsoongiodendron odorum*; B. *Michelia alba*; C. *Manglietia glauca.*
CK、L1、L2、L3 are 100%、72.3%、48.6%、24.9% of natural sunlight, respectively. The same below.

图 1 不同遮阴条件下 3 种木兰科幼苗的光合-光响应曲线
Fig. 1 Photosynthesis-lightresponse curves of three Magnoliaceae seedlings under different shading conditions

观光木、山白兰和灰木莲幼苗在不同遮阴条件下的光响应曲线变化规律相似（图 1），在光合有效辐射 *PAR* 为 0 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 时，P_n 为负值，P_n 随着 *PAR* 的增加而增加，P_n 由负值转为正值。当 $PAR < 200$ $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 时，观光木、山白兰和灰木莲幼苗叶片 P_n 对 *PAR* 的变化较敏感，其 P_n 值随着 *PAR* 增加而急剧上升；当 *PAR* 在 200 ~ 400 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 时，P_n 增加速度逐渐减缓，不同遮阴处理下的 3 种木兰科幼苗叶片净光合速率差异逐渐明显；当 $PAR > 400$ $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 时，净光合速率趋于稳定值，达到光饱和点。光合-光响应曲线上相应的光合特性参数以及叶片气体交换参数有一定的变化规律（表 1）。

不同遮阴处理对 3 种木兰科幼苗光和特性参数有显著影响（表 1）。观光木、山白兰和灰木莲幼苗的 P_{max}、*LSP*、*LCP*、R_d、P_n、T_r 均随着遮阴程度的增加而逐渐减小。除了 72. 3% NS 和 48. 6% NS 处理下观光木的 *LCP*，山白兰的 P_n、T_r，灰木莲的 R_d，以及 48. 6% NS 和 24. 9% NS 处理下观光木的 R_d 没有显著差异外，其余光合特性参数值（除了 *WUE*）均随着遮阴程度的增加而显著下降。另外，3 种木兰科幼苗的 *WUE* 在适度遮阴下会显著升高，山白兰、灰木莲、观光木幼苗分别在 48. 6% NS、48. 6% NS、72. 3% NS 条件下水分利用效率最高，增加遮阴强度后 *WUE* 逐渐显著下降。

2.2 遮阴对 3 种植物幼苗叶绿素含量的影响

随着遮阴强度的增加，观光木、山白兰和灰木莲幼苗的叶绿素 *a*、*b* 含量均增加，基本都是随着遮阴程度的增加而显著增加（$P < 0.05$）（图 2）。表明了在遮阴程度增加时，这 3 种木兰科植物幼苗通过增加叶绿素 *a*、*b* 的含量，来增强光的吸收和传递以适应较弱的光环境。

2.3 遮阴对 3 种植物幼苗生物量分配的影响

遮阴处理对观光木、山白兰和灰木莲幼苗的生物量分配产生了一定的影响（表 2），观光木和山白兰的根重比、根冠比及叶重比均随着遮阴程度的增加而显著下降。对于灰木莲而言，其根重比、根冠比及叶重比随着遮阴程度的增加而先升高后降低，均在 48. 6% NS 条件下达到最大值，且显著高于其他处理。观光木和山白兰的茎重比随着遮阴程度的增加而增加；灰木莲的茎重比在遮阴处理下差异不显著。

表 1 不同遮阴条件下 3 种木兰科幼苗光合特性
Table 1 Photosynthetic characteristics of three Magnoliaceae seedlings under different shading conditions

物种 Species	处理 Treat-ments	最大净光合速率 P_{max} ($\mu molCO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)	光饱和点 *LSP* ($\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)	光补偿点 *LCP* ($\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)	暗呼吸速率 R_d ($\mu molCO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)	净光合速率 P_n ($\mu molCO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)	蒸腾速率 T_r ($mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)	水分利用效率 *WUE* ($mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)
观光木 *Tsoongiod-endron odorum*	CK	4.871±0.065d	450.233±0.105d	23.371±0.166c	0.238±0.019c	3.426±0.066d	0.890±0.001d	3.833±0.006c
	L1	4.332±0.109c	342.485±1.067c	17.624±0.621b	0.208±0.003b	2.688±0.061c	0.696±0.006c	3.900±0.001d
	L2	3.567±0.061b	289.457±0.080b	15.802±2.485b	0.018±0.003a	0.953±0.034b	0.410±0.010b	2.290±0.001b
	L3	2.355±0.070a	267.597±0.536a	12.310±1.113a	0.024±0.005a	0.695±0.053a	0.355±0.005a	1.993±0.006a
山白兰 *Michelia alba*	CK	3.935±0.078d	270.304±0.354d	20.246±0.114d	0.221± 0.006d	3.021±0.055c	0.770±0.010c	3.930±0.011b
	L1	3.629±0.141c	242.259±0.063c	15.186±0.074c	0.197±0.002c	2.864±0.068b	0.667±0.007b	4.240±0.001c
	L2	2.369±0.018b	223.642±0.574b	9.467±0.106b	0.153±0.006b	2.848±0.084b	0.650±0.010b	4.404±0.016d
	L3	2.095±0.092a	132.562±0.607a	7.690±0.091a	0.135±0.009a	1.364±0.063a	0.590±0.011a	2.297±0.015a
灰木莲 *Manglietia glauca*	CK	9.762±0.105d	907.197±0.983d	36.632±1.509d	0.744±0.007c	2.735±0.062d	0.843±0.009d	3.124±0.019b
	L1	7.328±0.087c	574.413±0.717c	27.191±0.831c	0.451±0.039b	2.477±0.071c	0.790±0.010c	3.250±0.001c
	L2	4.445±0.012b	509.341±0.114b	19.426±1.028b	0.264±0.011b	2.318±0.089b	0.680±0.011b	3.415±0.088d
	L3	3.923±0.073a	323.550±0.013a	15.181±0.070a	0.488±0.009a	1.278±0.056a	0.634±0.006a	2.007±0.005a

注：表中数据均为平均值±标准偏差。不同小写字母表示两种处理间差异显著（$P < 0.05$）（下同）。
Note: The data in the table were mean ± standard deviation. Different lowercase letters indicated significant difference between the two treatments at 0.05 level (the same below).

表 2 不同遮阴条件下 3 种木兰科幼苗的生物量分配
Table 2 Biomass distribution of three Magnoliaceae seedlings under different shading conditions

物种 Species	处理 Treatments	根重比 *RBR*	茎重比 *SBR*	叶重比 *LBR*	根冠比 *R/S R*
观光木 *Tsoongiodendron odorum*	CK	0.433±0.057d	0.376±0.011a	0.398±0.081c	0.890±0.031d
	L1	0.402±0.017c	0.365±0.003a	0.363±0.005b	0.560±0.011c
	L2	0.376±0.030b	0.382±0.012a	0.321±0.006a	0.513±0.024b
	L3	0.310±0.021a	0.426±0.015b	0.319±0.006a	0.456±0.007a
山白兰 *Michelia alba*	CK	0.452±0.096d	0.302±0.091a	0.392±0.011c	0.931±0.025d
	L1	0.387±0.058c	0.326±0.078ab	0.357±0.069b	0.700±0.011c
	L2	0.351±0.006b	0.338±0.012 b	0.312±0.005a	0.518±0.009b

	L3	0.322±0.054a	0.386±0.031c	0.305±0.055a	0.440±0.018a
灰木莲 *Manglietia glauca*	CK	0.329±0.027b	0.442±0.006c	0.377±0.009b	0.567±0.012a
	L1	0.359±0.093c	0.366±0.008a	0.409±0.007c	0.657±0.024b
	L2	0.391±0.061d	0.393±0.084b	0.443±0.071d	0.830±0.037c
	L3	0.293±0.024a	0.366±0.055a	0.335±0.009a	0.624±0.014b

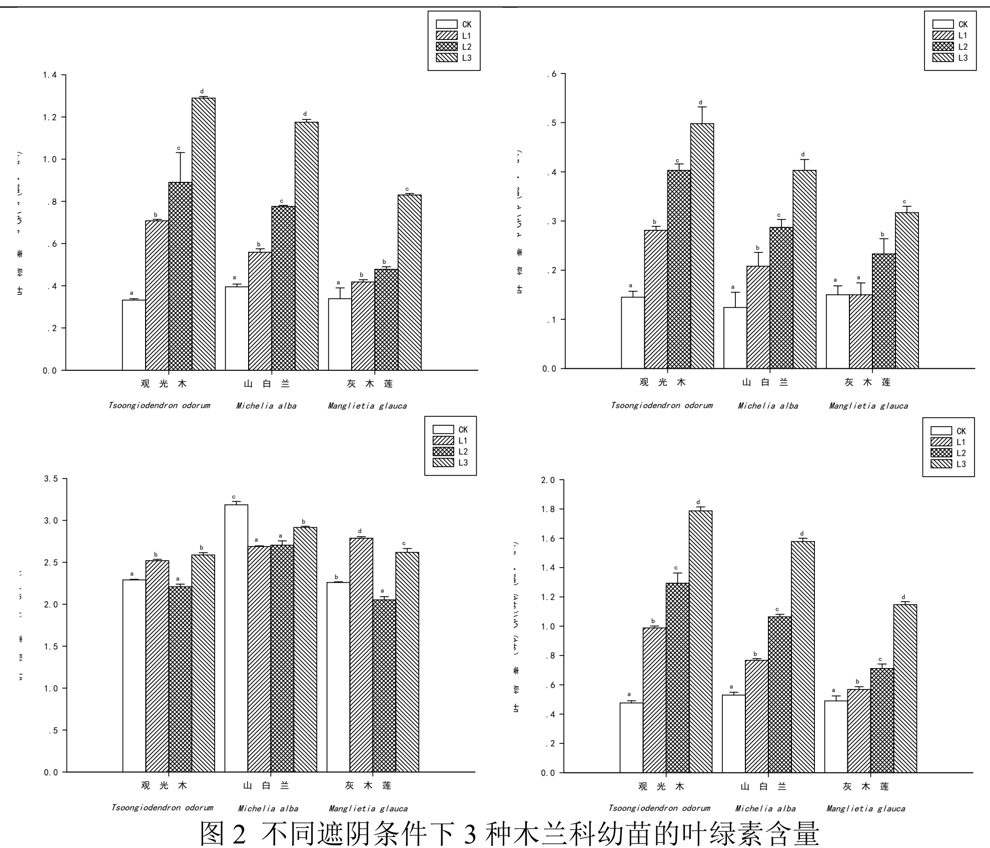


图 2 不同遮阴条件下 3 种木兰科幼苗的叶绿素含量

Fig. 2 Chlorophyll content of three Magnoliaceae seedlings under different shading conditions

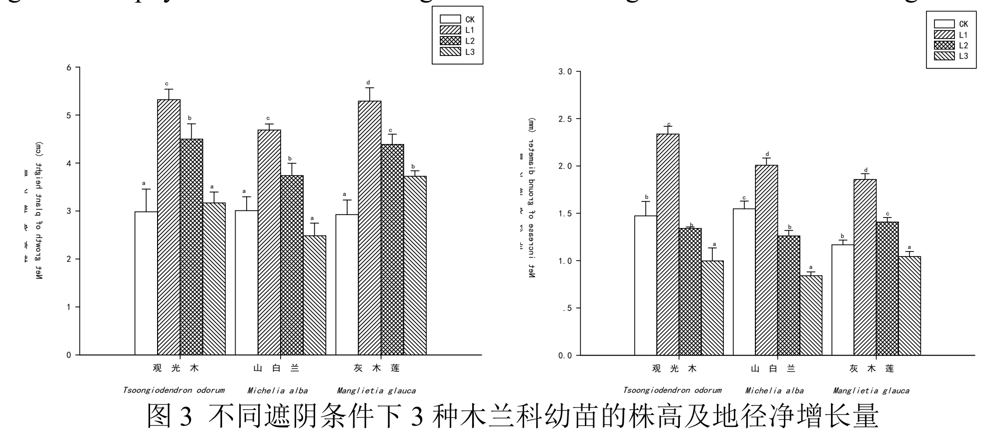


图 3 不同遮阴条件下 3 种木兰科幼苗的株高及地径净增长量

Fig. 3 Net increase of plant height and ground diameter of three Magnoliaceae seedlings under different shading conditions

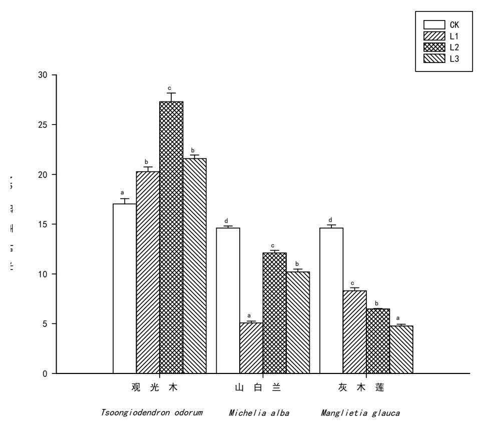


图 4 不同遮阴条件下 3 种木兰科幼苗的比叶面积

Fig. 4 Specific leaf area of three Magnoliaceae seedlings under different shading conditions

2.4 遮阴对 3 种植物主要形态特征的影响

遮阴处理对观光木、山白兰和灰木莲幼苗的株高及地径产生了显著的作用（图 3）。随着遮阴程度的增加，三者的株高及地径净增长量先增加后减少，当植株处于 72. 3% NS 条件时最高，且显著高于其他遮阴处理，说明了 72. 3% NS 有利于观光木、山白兰和灰木莲幼苗株高及地径的增长。

观光木的比叶面积随着遮阴程度的增加而先增后减（图 4），在 48. 6% NS 处理下出现最高值，且显著高于其他处理；山白兰的比叶面积差异不显著；灰木莲的比叶面积随着遮阴程度的逐渐增加而显著减小。

3. 讨论

3.1 幼苗的光合生理适应性

光响应曲线参数是判断植物光合特性对光照等外界环境变化响应情况的指标（TYREE MC et al.，2009）。在比较观光木、山白兰、灰木莲幼苗的光合特性参数可以发现，其 P_{max}、LSP、LCP、R_d 均随着遮阴程度的增加而减小，这与闽楠（王振兴等，2012）、香果树（李冬林等，2019）等植物研究结果类似。P_{max} 反映了植物在大气 CO_2 浓度、光照等外界环境下的最大光合能力（唐星林等，2019）。LSP、LCP 分别反映了植物对强光和弱光的利用能力，是植物利用光照能力的上限及下限（宋杰等，2019）。在全光照条件下，3 种木兰科植株叶片的 LSP 最高，随着遮阴程度的增加，LSP 逐渐减小。遮阴条件下的 3 种木兰科植物较全光照条件下更早达到光饱和点，说明了三者在遮阴条件下更容易获得最大光能利用效率。随着遮阴程度的增加，其 LCP 随之减小，说明了这 3 种木兰科植物在遮阴条件下可通过降低光补偿点来适应弱光环境，从而能更好地利用较弱的光强进行最大效率的光合作用及有机物积累，以保证植物良好的生长发育。R_d 和 LCP 反映了植物对弱光环境的响应，植物为了适应弱光环境，采取较低光合速率的策略，同时降低 R_d 和 LCP 来减少碳的消耗（MIAO Z et al.，2009）。遮阴条件下 3 种木兰科植株叶片通过降低 R_d 和 LCP，来减少因呼吸作用造成的光合产物损耗，维持碳代谢平衡，这与绣球等植物的研究结果类似（蔡建国等，2017）。观光木、山白兰、灰木莲幼苗的叶片气体交换参数在不同遮阴程度下有显著差异（表 1），P_n、T_r 均随着遮阴程度的增加而减小，WUE 在中度遮阴下显著升高，过度遮阴时显著下降。P_n 是植物生长和外界环境相互作用的综合表征，P_n 的高低反应了植物的生长情况（吕程瑜和刘艳红，2018）。在遮阴条件下，3 种木兰科植物叶片的 P_n 因光能捕获不足而下降，而蒸腾速率的改变与气孔的闭合有关（杨冠松等，2014），在光合速率较低时植物叶片通过调节气孔的闭合程度，从而避免植物因蒸腾速率散失过多的水分以适应弱光环境。在中度遮阴下，观光木、山白兰、灰木莲幼苗的 WUE 均显著增加，表明了适度遮阴有利于三者的生长，尤其是对于干旱地区的幼苗生长更加重要（徐飞等，2010）。在中等强度的遮阴下，植物需要利用更多的水分来维持较强的净光合速率（吕程瑜和刘艳红，2018），但过度遮阴会使观光木、山白兰、灰木莲幼苗 WUE 显著下降，这是观光木、山白兰、灰木莲对弱光环境的适应性反应与调节。

植物的光合作用在叶绿体中进行，植物中色素的含量是衡量植物生产潜力的一项重要生理指标，对植物光合速率、初级生产力和生物生长量等具有重要影响，也是判断植物受环境胁迫程度的一项有效指标（刘悦秋等，2007）。该研究的测定结果显示，在遮阴条件下观光木、山白兰和灰木莲幼苗通过大量增加叶绿素 a、b 含量来捕获和吸收更多的光能，以弥补外界环境的光照不足，提高光能利用效率，从而适应弱光环境（韩忠明等，2011）。另外，因为弱光环境降低了光氧化对色素的伤害，叶绿体中的基粒增大，基粒片层的垛叠程度增高，这 3 种木兰科植物叶片叶绿素含量增加（ATANASOVA L et al.，2003）。可见，在遮阴条件下观光木、山白兰和灰木莲幼苗通过大量增加叶绿素含量来增大光合能力。

3.2 幼苗的生物量分配适应性

光照是植物生长最主要的环境因子之一，它的强度对植物根、茎、叶生物量的积累和分配至关重要。生物量是植物生长性能最直接的结果（DAWSON W et al.，2012）。在比较观光木、山白兰、灰木莲幼苗的生物量分配比例可以发现，随着遮阴程度的增大观光木和山白兰的根冠比降低，灰木莲的根冠比先增加后减小。在遮阴条件下，观光木和山白兰倾向于提高地上部分茎生物量的投入，将更多的生物量投入到碳素同化器官（魏巍等，2017），以便于茎向上以及向外伸长，增加对光能的捕获和利用而获得更多的能量。而灰木莲在适度遮阴下，则增加根吸收器官生物量的投入，以便于吸收器官汲取更多的水分，以适应较弱的光强，但遮阴强度加大（24. 9% NS）时，根茎叶生物量均减少，这是灰木莲幼苗作出了形态调整策略以适应过弱的光强。造成以上差异的原因可能是灰木莲与观光木、山白兰对生境的要求不同：观光木有一定的耐旱性（程世等，2008），树冠浓密且萌生能力较强（马朝明等，2017）；山白兰对肥力要求不严，在贫瘠的山脊也能生长良好（申礼凤等，2011）；而灰木莲喜温暖湿润的环境，不耐脊薄及干旱立地（魏国余等，2017）。可见，灰木莲对生存环境较观光木、山白兰严格，不耐旱，对环境的湿润度较敏感，因而在同等条件下遮阴时，增加根生物量以吸收更多的水分。

3.3 幼苗的形态适应性

株高及地径的增长量是反映植物生长状况的一项重要指标（刘从等，2018）。该研究结果表明，在 72. 3% NS 光照条件下，观光木、山白兰、灰木莲幼苗的株高及地径增长量显著高于对照。这与所报道的许多研究结果是一致的：即中等强度的光照环境适宜木本植物幼苗的生长，而过强的光照则会抑制幼苗的生长（徐飞等，2010）。因为木本植物的能量来源于光合作用，光强的增加能加速植物的生长和生物量积累，然而，过强或者过弱的光照强度会制约植物幼苗的生物量积累（陈圣宾等，2005）。一方面，全光照类似于日常午间的高光强，其光照强度超出了幼苗所能利用的光能范围，处于幼苗时期的观光木、山白兰和灰木莲植株缺乏完善的光能利用和保护的机制系统，其光合速率下降，限制了株高及地径的增长（徐飞等，2010）。另一方面，在全光条件下高温影响植物体内酶的活性，光合速率降低（马英姿等，2013），3 种木兰科植物幼苗的生长速率减慢，从而制约了株高及地径的增长。可见，轻度的遮阴（72. 3% NS）有利于观光木、山白兰和灰木莲幼苗株高及地径的增长，在人工育苗及管理时应给予适度地遮阴，以保证其处于较佳的光照环境。

比叶面积是植物叶片的重要形态特征，在调控植物功能方面起着重要的作用，尤其是在碳同化及分配上（魏巍等，2017）。前人研究表明，随着光照强度的减弱，麻栎和刺槐（徐飞等，2010）的比叶面积增加；台湾桤木（刘柿良等，2013）的比叶面积呈先增后降趋势，红椿的比叶面积没有明显的变化（梁俊林等，2019）。植株根据自身的特质调整叶片形态特征以便于最大限度地提高植物利用光能的能力，适应变化的光环境。在比较观光木、山白兰、灰木莲幼苗在遮阴条件下的比叶面积可以发现，观光木的比叶面积随着遮阴程度的增加而先增后减；灰木莲的比叶面积显著减小；山白兰的比叶面积差异不显著。表明了遮阴对山白兰的比叶面积影响不大；观光木在适度遮阴的条件下，其叶片吸收光能转化为化学能，叶生物量减少，比叶面积增加；灰木莲在适度遮阴的条件下，叶片合成的有机物增加，使得叶片中的生物量增加，比叶面积减小（梁俊林等，2019）。但随着遮阴程度的继续增加，观光木在过度遮阴（24. 9% NS）时，叶生物量没有明显变化，叶面积减小，比叶面积减小；灰木莲在过度遮阴（24. 9% NS）时，叶生物量下降，叶面积减小，比叶面积减小。

过强或过弱的光照环境限制了观光木、山白兰和灰木莲株高及地径的生长，在人工育苗及管理时应给予适度地遮阴，以保证其处于较佳的光照环境。这 3 种木兰科植物对低光环境响应和适应的差异主要表现在生物量分配比例及叶的形态特征上。三者在遮阴环境下表现出相似的光能利用策略体现在光合特性上，其通过降低 P_{max}、LSP、LCP、R_d、T_r，增加叶绿素含量来增大光合能力，在适度遮阴时增加水分利用效率、株高、地径来增大光合能力。

参考文献

ATANASOVA L, STEFANOV D, YORDANOV I, et al.， 2003. Comparative characteristics of growth and photosynthesis of sun and shade leaves from normal and pendulum walnut (*Juglans regia* L.) Trees[J]. Photosynthetica, 41(2): 289-292.

CAI JG, WEI MQ, ZHANG Y, et al.， 2017. Effects of shading on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters in leaves of *Hydrangea macrophylla*[J]. Chin J Plant Ecol, 41(5): 570-576.［蔡建国，韦孟琪，章毅，等，2017. 遮阴对绣球光合特性和叶绿素荧光参数的影响[J]. 植物生态学报，41(5)：570-576.］

CHEN SB, SONG AQ, LI ZJ, 2005. Research advance in response of forest seedling regeneration to light environmental heterogeneity[J]. Chin J Appl Ecol, 16(2): 365-370.［陈圣宾，宋爱琴，李振基，2005. 森林幼苗更新对光环境异质性的响应研究进展[J]. 应用生态学报，16（2）：365-370.］

CHENG S, YAO W, ZHANG YJ, et al.， 2008. Study on the law of growth and development of and seedling raising technology of annual seedlings *Tsoongiodendron odorum*[J]. J Modern Agric Sci Tech, (19): 17-18.［程世，饶玮，

张艳杰，等，2008. 观光木一年生播种苗生长发育规律及育苗技术研究[J]. 现代农业科技，(19)：17-18.]
DAI DC, HU HL, CHEN H, et al.，2020. Effects of shading on growth and photosynthetic characteristics of *Phoebe zhennan* seedlings[J/ OL]. J Northwest Sci-Tech Univ Agric For (Nat Sci Ed), 48(4): 1-10. [代大川，胡红玲，陈洪，等，2020. 遮阴对桢楠幼苗生长和光合生理特性的影响[J/OL]. 西北农林科技大学学报(自然科学版)，48(4)：1-10.]
DAWSON W, ROHR RP, VAN KM, et al.，2012. Alien plant species with a wider global distribution are better able to capitalize on increased resource availability[J]. New Phytol(Online), 194(3): 859-867.
FENG XL, HU G, LIAO W, et al.，2015. Study on the early growth characteristics of five precious species of Magnoliaceae[J]. J Green Sci Technol, (12): 49-52. [冯祥麟，胡刚，廖炜，等，2015. 5种木兰科珍贵树种早期生长特性研究[J]. 绿色科技，(12)：49-52.]
HAN ZM, ZHAO SJ, LIU CJ, et al.，2011. Effects of shading on growth and quality of triennial *Clematis manshurica* Rupr[J]. Acta Ecol Sin, 31(20): 6005-6012. [韩忠明，赵淑杰，刘翠晶，等，2011. 遮荫对3年生东北铁线莲生长特性及品质的影响[J]. 生态学报，31（20）：6005-6012.]
LI DL, WANG H, JIANG H, et al.，2019. Effects of shading on photosynthetic characteristics and leaf anatomical structure of *Emmenopterys henryi* seedlings[J/ OL]. Acta Ecol Sin, 39(24): 1-12. [李冬林，王火，江浩，等，2019. 遮光对香果树幼苗光合特性及叶片解剖结构的影响[J/OL]. 生态学报，39（24）：1-12.]
LIANG JL, MAO HY, G L, et al.，2019. Influence of shading on the seedling growth of three precious native tree species and photosynthesis[J]. J NW Forest Univ, 34(4): 57-63. [梁俊林，毛绘友，郭丽，等，2019. 遮阴对3种珍贵乡土阔叶树种幼苗生长及光合作用的影响[J]. 西北林学院学报，34（4）：57-63.]
LIU C, TIAN T, LI S, et al.，2018. Growth response of Chinese woody plant seedlings to different light intensities[J]. Acta Ecol Sin, 38(2): 518-527. [刘从，田甜，李珊，等，2018. 中国木本植物幼苗生长对光照强度的响应[J]. 生态学报，38（2）：518-527.]
LIU L, MAO YC, WANG QY, et al.，2015. Research progress on photosynthesis of Magnoliaceae plants[J]. Guizhou Agric Sci, 43(12): 135-138. [刘璐，毛永成，王倩颖，等，2015. 木兰科植物光合作用的研究进展[J]. 贵州农业科学，43（12）：135-138.]
LIU SL, MA MD, PAN YZ, et al.，2013. Effects of light regime on the growth and photosynthetic characteristics of *Alnus formosana* and *A. cremastogyne* seedlings[J]. Chin J Appl Ecol, 24(2): 351-358. [刘柿良，马明东，潘远智，等，2013. 不同光环境对桤木幼苗生长和光合特性的影响[J]. 应用生态学报，24（2）：351-358.]
LIU YQ, SUN XY, WANG Y, et al.，2007. Effects of shades on the photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of *Urticadioica*[J]. Acta Ecol Sin, 27(8): 3457-3464. [刘悦秋，孙向阳，王勇，等，2007. 遮阴对异株荨麻光合特性和荧光参数的影响[J]. 生态学报，27（8）：3457-3464.]
LÜ CY, LIU YH, 2018. Provenance difference in growth traits and photosynthetic characteristics of *Acer catalpifolium* seedlings under different shading conditions[J]. Chin J Appl Ecol, 29(7): 2307- 2314. [吕程瑜，刘艳红，2018. 不同遮荫条件下梓叶槭幼苗生长与光合特征的种源差异[J]. 应用生态学报， 29（7）：2307-2314.]
MA CM, LUO WY, ZHANG L, 2017. The rare and endangered plant-- *Tsoongiodendron odorum*[J]. Chin Hortic Abstr, 33(7):161-164. [马朝明，罗文扬，张磊，2017. 珍稀濒危植物--观光木[J]，中国园艺文摘，33（7）：161-164.]
MA YZ, ZHANG H, RONG R, et al.，2013. Effects of high temperature stress on physiological characteristics of *Huperzia serrate*[J]. Chin Trad Herb Drugs, 44(2): 224-228. [马英姿，张慧，宋荣，等，2013. 高温胁迫对蛇足石杉生理特性的影响[J]. 中草药，44（2）：224-228.]
MIAO Z, XÜ M, LATHROP RG, WANG Y, 2009. Comparison of the A-C_c curve fitting methods in determining maximum ribulose 1, 5-bisphosphate carboxylase / oxygenase carboxylation rate, potential light saturated electron transport rate and leaf dark respiration[J]. Plant Cell Environ, 32(2): 109-122.
OKADA K, KATOH S, 1998. Two long-term effects of light that control the stability of proteins related to photosynthesis during senescence of rice leaves[J]. Plant Cell Physiol, 39(4): 394-404.
SHEN LF, XIE AD, WANG LH, et al.，2011. Current status of *paramichelia baillonii* resource utilization and its prospect[J]. J Southern Agric, 42(11): 1324-1328. [申礼凤，谢安德，王凌晖，等，2011. 山白兰资源研究利用现状及展望[J]. 南方农业学报，42（11）：1324-1328.]
SONG J, LI SF, LI SF, et al.，2019. Effects of shading on photosynthesis and anatomical structure in leaves of *Rhododendron*[J]. Guihaia, 39(6): 802-811. [宋杰，李树发，李世峰，等，2019. 遮阴对高山杜鹃叶片解剖和光合特性的影响[J]. 广西植物，39（6）：802-811.]
SUN QC, ZHAO P, ZENG XP, 2004. Photosynthetic acclimation to growth-irradiance in two tree species of

Magnoliaceae[J]. Acta Ecol Sin, 24(6)：1111-1117.［孙谷畴，赵平，曾小平，2004. 两种木兰科植物叶片光合作用的光驯化[J]. 生态学报，24（6）：1111-1117.］

TANG XL, JIANG J, JIN HP, et al.，2019. Effects of shading on chlorophyll content and photosynthetic characteristics in leaves of *Phoebe bournei*. Chin J Appl Ecol, 30(9): 2941-2948.［唐星林，姜姜，金洪平，等，2019. 遮阴对闽楠叶绿素含量和光合特性的影响[J]. 应用生态学报，30（9）：2941-2948.］

TYREE MC, SEILER JR, MAIER CA, 2009. *Pinus taeda* clones and soil nutrient availability: Effects of soil organic matter incorporation and fertilization on biomass partitioning and leaf physiology[J]. Tree Physiol, 29(9): 1117-1131.

WANG ZX, ZHU JM, WANG J, et al.， 2012. The response of photosynthetic characters and biomass allocation of *P. bournei* young trees to different light regimes[J]. Acta Ecol Sin, 32(12): 3841-3848.［王振兴，朱锦懋，王健，等，2012. 闽楠幼树光合特性及生物量分配对光环境的响应[J]. 生态学报，32（12）：3841-3848.］

WEI GY, DAI WJ, FANG XY, et al.， 2017. Research status and prospect of the rare and endangered plant *Magnoliaceae glance*[J]. Zhejiang Agric Sci, 58(9): 1596-1599.［魏国余，戴文君，方小荣，等，2017. 珍稀濒危植物灰木莲的研究现状及展望[J]. 浙江农业科学，58（9）：1596-1599.］

WEI PF, YAN L, QIN WM, 2017. Growth and physiological characteristics of *parakmeria yunnanensis* under different light transmittance[J]. Jiangsu Agric Sci, 45(17): 147-151.［韦鹏飞，严理，秦武明，等，2017. 不同透光度下云南拟单性木兰生长及生理特性[J]. 江苏农业科学，45（17）：147-151.］

WEI W, HOU YP, PENG SL, et al.， 2017. Effects of light intensity on growth and biomass allocation of invasive plants *Mikania micrantha* and *Chromolaena odorata*[J]. Acta Ecol Sin, 37(18): 6021-6028.［魏巍，侯玉平，彭少麟，等，2017. 不同光照强度对入侵植物薇甘菊（*Mikania micrantha*）和飞机草（*Chromolaena odorata*）生长及生物量分配的影响[J]. 生态学报，37（18）：6021-6028.］

XU F, GUO WH, XÜ WH, et al.，2010. Effects of light intensity on growth and photosynthesis of seedlings of *Quercus acutissima* and *Robinia pseudoacacia*[J]. Acta Ecol Sin, 30(12): 3098-3107.［徐飞，郭卫华，徐伟红，等，2010. 不同光环境对麻栎和刺槐幼苗生长和光合特征的影响[J]. 生态学报，30（12）：3098-3107.］

YANG GS, ZHANG AL, SHEN SK, et al.， 2014. Effects of shading on the photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence of the endangered plant *Yunnanopilia longistaminata*[J]. Guihaia, 34(6): 806-811.［杨冠松，张爱丽，申仕康，等，2014. 遮荫对濒危植物甜菜树光合生理和叶绿素荧光特性的影响[J]. 广西植物，34（6）：806-811.］

YANG Y, WANG CH, LIU YH, 2010. The effect of low irradiance on growth, photosynthetic characteristics, and biomass allocation in two deciduous broad-leaved tree seedlings in southeast of Hubei Province[J]. Acta Ecol Sin, 30(22): 6082-6090.［杨莹，王传华，刘艳红，2010. 光照对鄂东南2种落叶阔叶树种幼苗生长、光合特性和生物量分配的影响[J]. 生态学报，30(22)：6082-6090.］

ZHANG ZL, QÜ WJ, 2003. Experimental guidance of plant physiology[M]. Beijing: Higher Education Press: 67-70.［张志良，瞿伟菁，2003. 植物生理学实验指导[M]. 北京：高等教育出版社：67-70.］